ACTA ARACHNOL., 27, (Special number), 1977.

渓流付近に生息するクモ４種の造網場所選択

――餌量を中心とした共存条件についての一考察――

吉　川　　真

京都大学理学部　動物学教室

Synopsis

YOSHIDA, Makoto (Department of Zoology, Faculty of Science, Kyoto University, Kyoto 606, Japan): Web site selection of four spider species inhabited stream site—An analysis on the factors of coexistance in relation to prey abundance—. *Acta arachnol.*, **27**: 261-282 (1977).

Several authors pointed out that different spider species select different scaffolds. For example, ENDERS (1974) stated that two species of the genus *Argiope* coexist by selecting different scaffolds.

But the kind and the quantity of preys caught by each spider species have not been investigated at the place where several species coexist.

So the author analyzed the ecological distribution of each species in relation to prey distribution and the condition of scaffolds; then he investigated the quantity of preys caught by each species at various sites selected by spiders, and analyzed the conditions of coexistence of several species.

Four spider species investigated inhabit sympatrically at stream side. *Meta kompirensis* and *Tetragnatha* spp. (*T. praedonia* and *T. japonica*) weave only at the space above the stream, but *Leucauge magnifica* weaves both at the space above the stream and among plants on the bank. *Meta* makes the largest web and *Leucauge* makes the smallest one, so *Meta* weaves mainly at the place with lower coverage and *Leucauge* with higher coverage, but *Tetragnatha* weaves both at places of lower and higher coverage.

Prey insects are caught mainly by the webs above the stream, especially at the place where *Meta* and *Tetragnatha* weave frequently. It seems that *Tetragnatha* concentrates on such a place because of prey abundance, for this species abandons unproductive webs and weaves at another place. The concentration of *Meta* is not due to prey abundance, but due to the good condition for weaving. *Leucauge* can not weave at such a place because it's small web can not be made there owing to poor scaffolds.

The interferences among spiders change the web distribution of each species also. Interferences shorten the web-keeping time of each species, especially of subordinate species (*Leucauge* and *Tetragnatha*) and subordinate individuals (smaller individuals). But many insects are caught at places where interferences occur frequently, so the number of insects caught by spiders is larger there than at the place where interferences occur rarely. Therefore subordinate species (or individuals) can coexist with dominant species (or individuals) if the latter does not keep the resource exclusively at the place where prey insects are abundant.

ENDERS (1974) は，コガネグモ属の２種が造網足場を違えることによって共存していることを報じている．クモの種類によって造網場所が異なることは，DUFFY (1962, 1966), 本田 (1969) によっても指摘されている．

しかし，造網性のクモ類では餌が網にかかるため各個体の捕食を観察できるにもかかわらず，共存状態において各種のとる餌の種類や量についての分析はほとんどなされていない．また共存状態における種内・種間の個体間関係も，ほとんど調査されていない．

そこで筆者は，山間渓流付近に生息する造網性のクモ4種の共存がどのようなかたちで成り立っているかを，造網条件と餌条件の両側面から各種の生態的分布を分析することによって調べ，さらに各種の餌獲得の状況とそれに対する造網場所選択と個体間干渉の関与のしかたを調べることによって，分析した．

本論文をまとめるにあたり，有益な助言をいただいた東亜蜘蛛学会関西支部の方々に厚く御礼申し上げる．また原稿の校閲をしていただいた京都大学理学部動物学教室の川那部浩哉助教授・滝明夫助手・村上興正助手をはじめ，有益な助言をいただいた生態談話会の方々に謹んで感謝の意を表する．

調査の場所・時期と方法

調査は，京都市北山の加茂川支流桧谷（流れ幅 1〜1.5 m）において，1975年8月3〜11日（前期：9日間）と14〜21日（後期：8日間）の2回，計17日間行なった．主な調査地は流れを含む 5 m×5 m の範囲であり，これを 1.25 m×1.25 m の16個の方形区に分割した（Fig. 1）．調査地の上流寄りには小さな落ち込みの淵があり，その周りには直径 1 m 前後の石がいくつか並んでいる．下流寄りは瀬になっていて，クズやネジキなどが流れの上にかぶさっている．各方形区において3分の1以上が流れからなっている q 4〜11 の8方形区を「溪流上」，それ以外の q 1〜3・12〜16 の8方形区を「川岸」とした．

q 1・5〜7・10〜11 の方形区には造網の足場となる植物などが少ない．また q 2〜4 などにはアカソ（高さ約 1 m）の株が生え，q 3 にはそのほかにネジキ（高さ約 4 m）が，q 9・13〜16 にはネジキとクズ（高さ 4〜5 m）がかぶさり，q 11 にはアレチノギク（高さ 2〜3 m）が数本生えていて，クモの造網のための足場を形成している．そこで，植物の被度によって各方形区を，被度が50％以上の q 3〜4・8〜9・12〜13・16 の7方形区，25〜50％の q 2・11・14〜15 の4方形区，25％以下の q 1・5〜7・10 の5方形区の3段階に区分した．

調査地に出現した造網性のクモは，できるだけ捕えて体長を測定し，個体識別ができるようにラッカーで標識し，網上にいた個体はもとの網に，網をもっていない個体は捕えた位置に，放した．

造網・個体間干渉・捕食，さらに網にかかった餌数などの調査は，全調査期間を通じて（激しい雨の降った8月6日の午後は除く），夜行性のクモが休息場所から出て活動を開始する前後の時間である16〜19時を中心に行なった．また，6〜9日の4日間は，そのほかに夜行性のクモが休息場所に引きあげる前後の時間である4時40分〜8時にも調査した．さらに14・15両日には，他の地域で捕えたオオシロカネグモを q 3・11 に毎日それぞれ5匹づつ，合計20匹放逐し，また15日には，水面上約 1.5 m の高さにテグスを延べ約 20 m にわたって張り渡して（Fig. 1 参照）人工的な足場をつくり，その利用状況をも調査した．

調査の対象としたクモ類とその生活の概要

主な調査対象として，この付近で個体数の多いコガネグモ科のタニマノドヨウグモ（*Meta kompirensis*），アシナガグモ科のオオシロカネグモ（*Leucauge magnifica*）・アシナガグモ（*Tetragnatha praedonia*）・ヤサガタアシナガグモ（*T. japonica*）の4種を選んだ．これらはいずれも水平円網をつくり，京都付近の

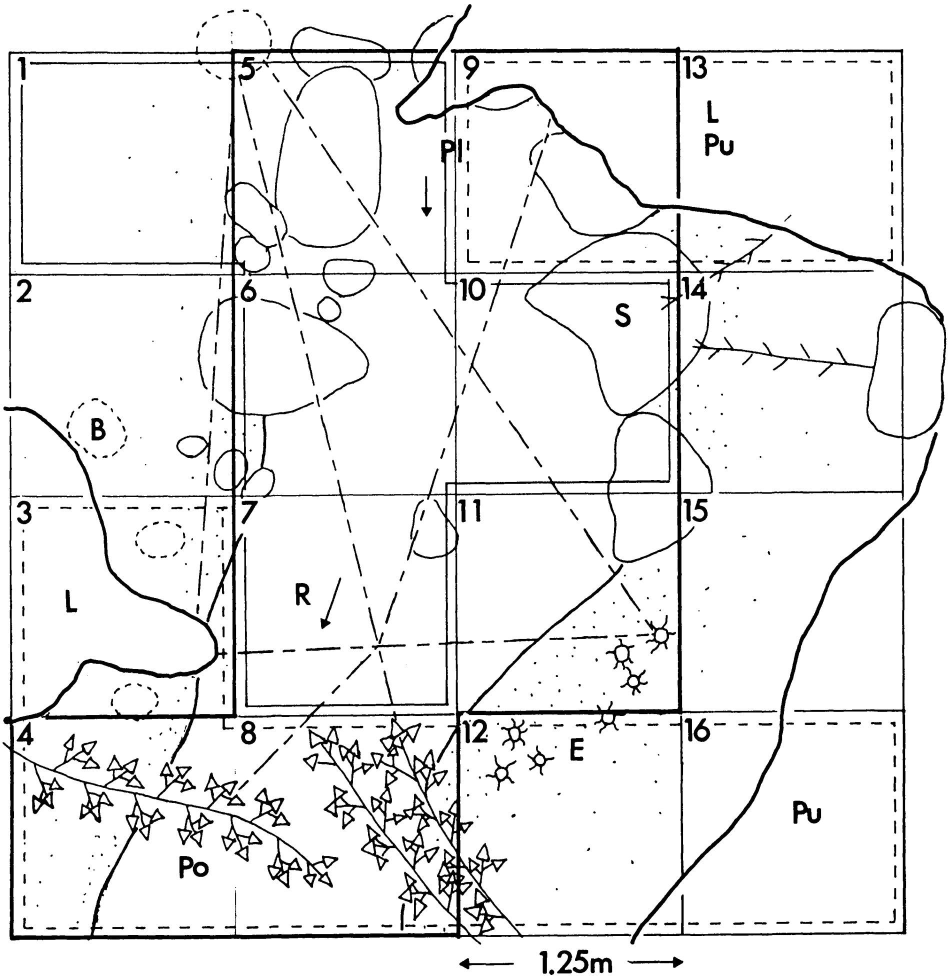

Fig. 1. Map of the study area. Figures on the left shoulder of each quadrate indicate the quadrate number. S: Stone, Pl: Pool, R: Rapid, L: *Lynonia neziki*, Pu: *Puerania thunbergiana*, Po: *Polygonum cuspidatum*, B: *Boehmeria tricuspis*, E: *Erigeron linifolius*. These plants were used for scaffholds by spiders. Guts (chained line) for artificaial scaffholds were stretched among plants from August 15th to 21th. Quadrates were classified into three groups by coverage as follows: more than 50% (Q3·4·8·9·12·13·16, enclosed by dotted line), 25–50% (Q2·11·14·15), and less than 25% (Q1·5·6·7·10, enclosed by thin line). Moreover, each quadrate was classified as "above stream" if the surface of water accupied more than one third of the quadrate, and as "bank" if not.

山間渓流ではひろく普通にみられる種である．調査地にはこのほかに，垂直円網をつくるオニグモ（*Araneus ventricosus*）とジョロウグモ（*Nephila clavata*）が少数いた．

なおアシナガグモとヤサガタアシナガグモは，野外では区別が困難な場合が多かったので，観察結果

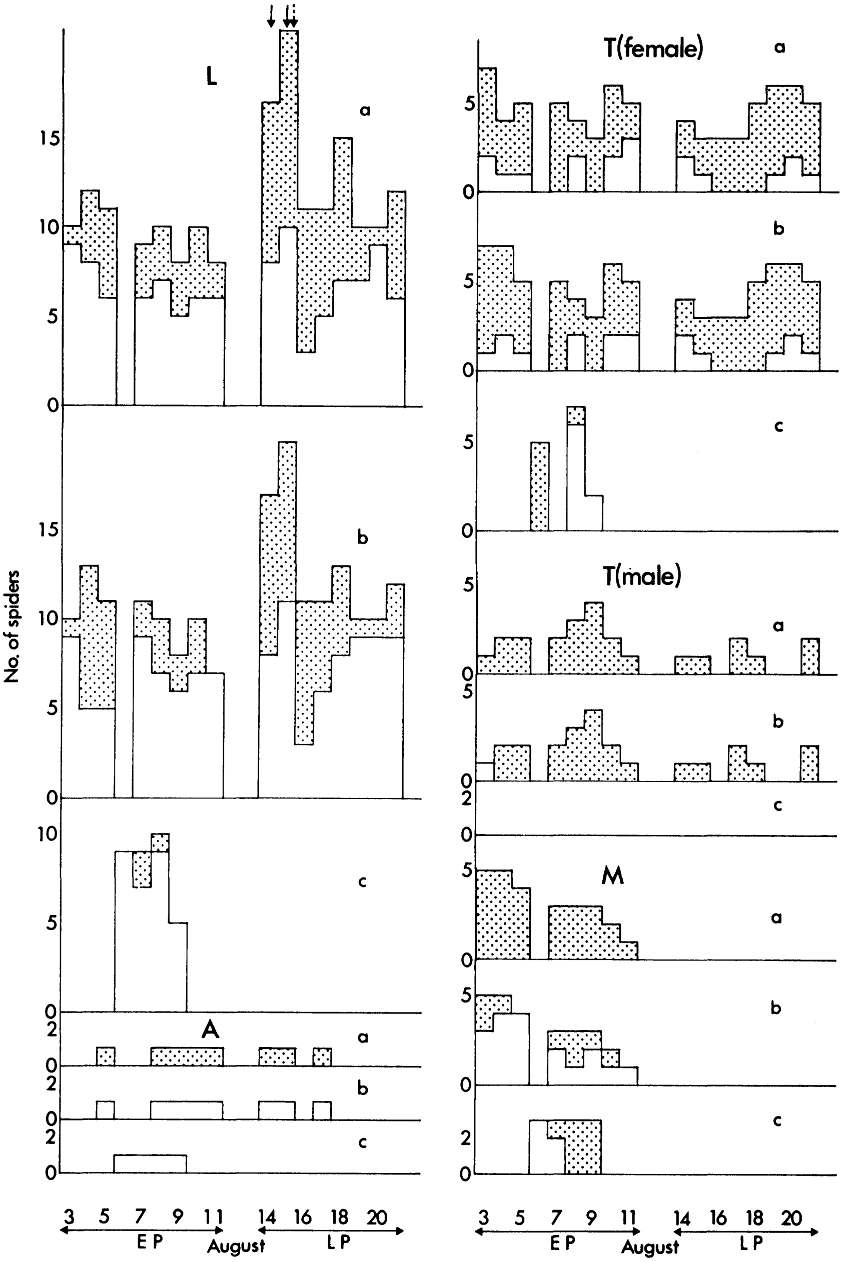

Fig. 2. Changes of the number of spiders found in the study area at each time (a: 16:00, b: 19:00, c: 4:40). Spotted areas indicate wanderers, and open areas web owners. Solid arrows represent the time when 10 individuals of *Leucauge magnifica* were introduced, and broken arrow when guts were stretched among plants. L: *Leucauge magnifica*, T: *Tetragnatha* spp., A: *Araneus ventricosus*, M: *Meta. kompirensis*.

については2種をまとめてアシナガグモとして扱った．これら2種の個体数の比は，捕えて確めた範囲では，アシナガグモ：ヤサガタアシナガグモが3：2程度であった．

調査期間中の各種の個体数の日周期的ならびに経日的消長は，16時と19時，さらに6～9日にはそのほかに4時40分に，各種の個体数と網数を調べた結果 (Fig. 2) その他からみて，およそ以下の通りである．

タニマノドヨウグモでは，16時には網をもっているものは全くないが，19時と4時40分にはいつも33%以上の個体が網をもっていた．この種は，一般にこの付近では18時頃から造網を開始し，夜間は網上で採餌し，翌朝の6時頃から網を壊しはじめ，8時頃までにはイタドリの上などに引きあげ，日中はほとんど動かない．なお，この期間にこの付近でみられた個体は全てメスで，オスは全くみつからず，またメスの方も調査期間中に数がしだいに減少し，14日以降は調査地からは全く姿を消した．なお，タニマノドヨウグモが夕方造網を開始する時刻と早朝に休息場所に引きあげる時刻をみると，小型の個体（体長 11～12 mm）と中型・大型の個体（体長 14.5 mm 以上）がともに造網している日には，例外なく前者は後者よりも遅く造網を開始し，早朝は遅くまで網に残っていた (Fig. 3).

アシナガグモは，オス・メスともにいるが，オスはほとんど網をもたず，メスも網をもたない個体が

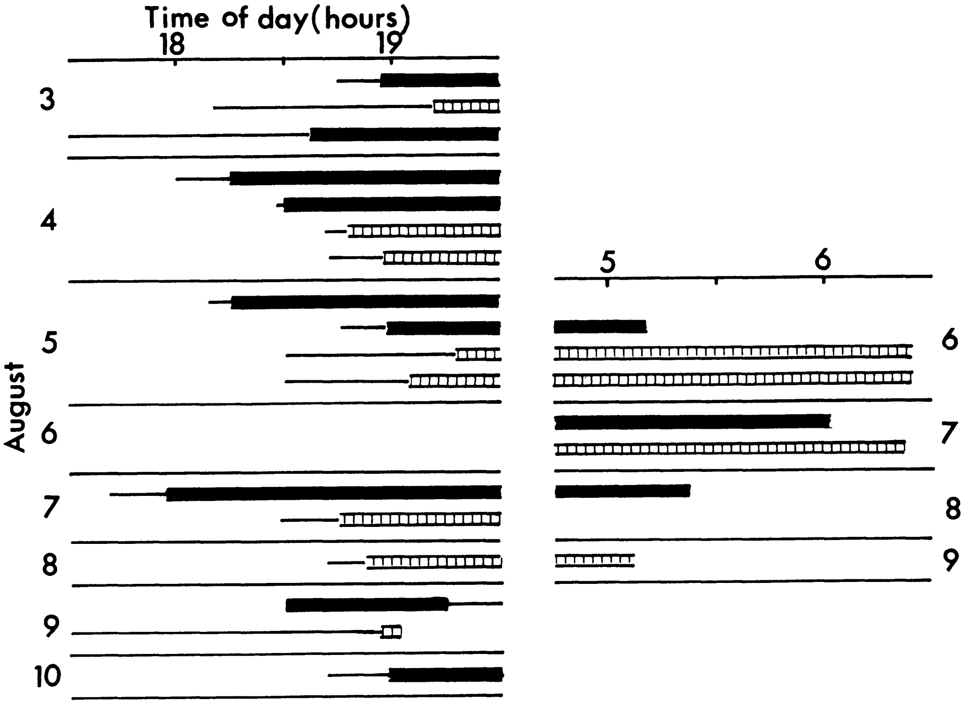

Fig. 3. The period of making and keeping the web of *Meta kompiresis*. Solid lines represent the period of making the web. Black belts represent the period that large (18–19 mm)-medium (14–15 mm) individuals kept the web, and shaded belts the period that small (11–12 mm) individuals kept the web. large-medium individuals began to make and leave the web earlier than small individuals did.

多い．メスの網をもっている個体の比率は，日中の16時には24%，日没時と夜明け時には41%と後者の方がかなり高い（χ^2 検定では5%の危険率で有意の差がある）．なお，オオシロカネグモ導入前後のメスの網所持率には，有意の差は認められなかった．

オオシロカネグモの個体数・網数・および網をもっていない個体数は，前期にはそれぞれ8～13・5～9・0～7であり，網数は比較的安定していた．これに対して後期の14～15日に計20匹導入したときは，まず網をもっていない個体が著しく増加したが，個体数は20匹程度にとどまった．ついで16日には個体数は10あまりに激減するとともに，網数は3まで落ちた．その後18日頃までは個体数は10～15と同一ながら網数は逐時増加し，結局網数・個体数ともにほぼ導入前の状況に戻った．このときの状況については，後に詳しく述べる．なおメスの網所持率は，日中と日没時・夜明け時のあいだに有意差がなかった．

このほかにオニグモが1匹いたが，夜間のみに造網し，日中は全く網を持っていなかった．

さてこのように全ての種において，活動時間内に網を持つものと持たないものとがある．そこで，そ

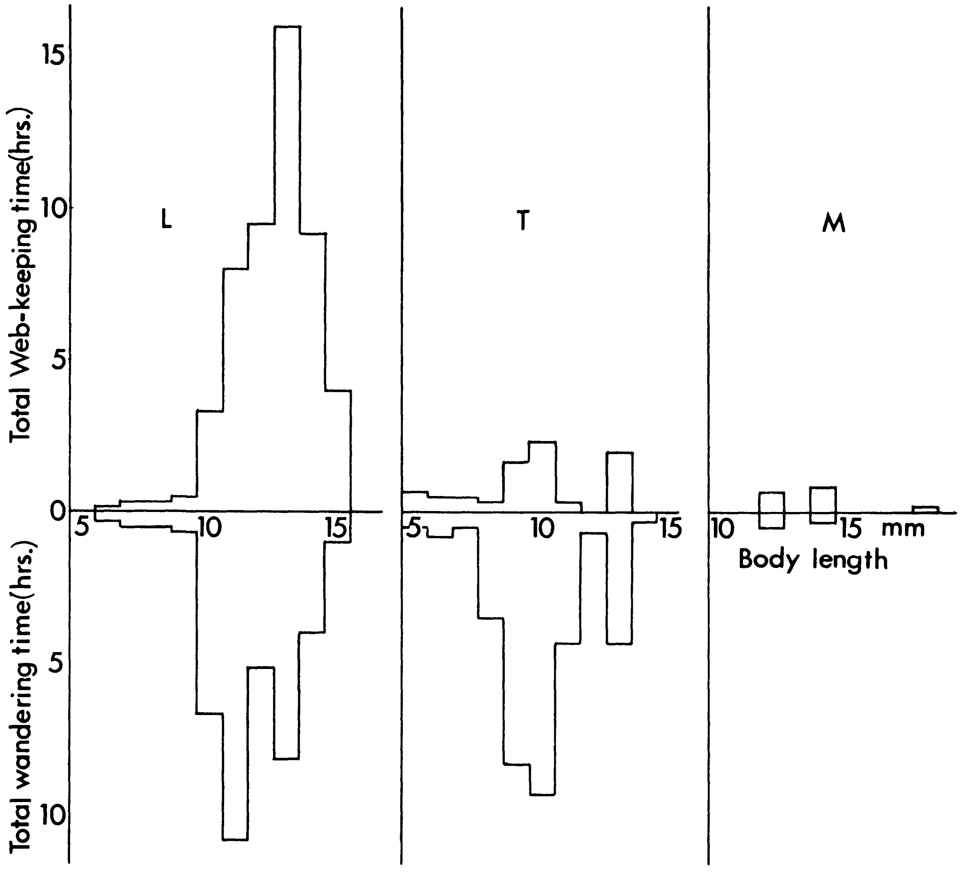

Fig. 4. Comparison between total web-keeping time and total wandering time of each body length. L: *Leucauge magnifica*, T: *Tetragnatha* spp., M: *Meta kompirensis*.

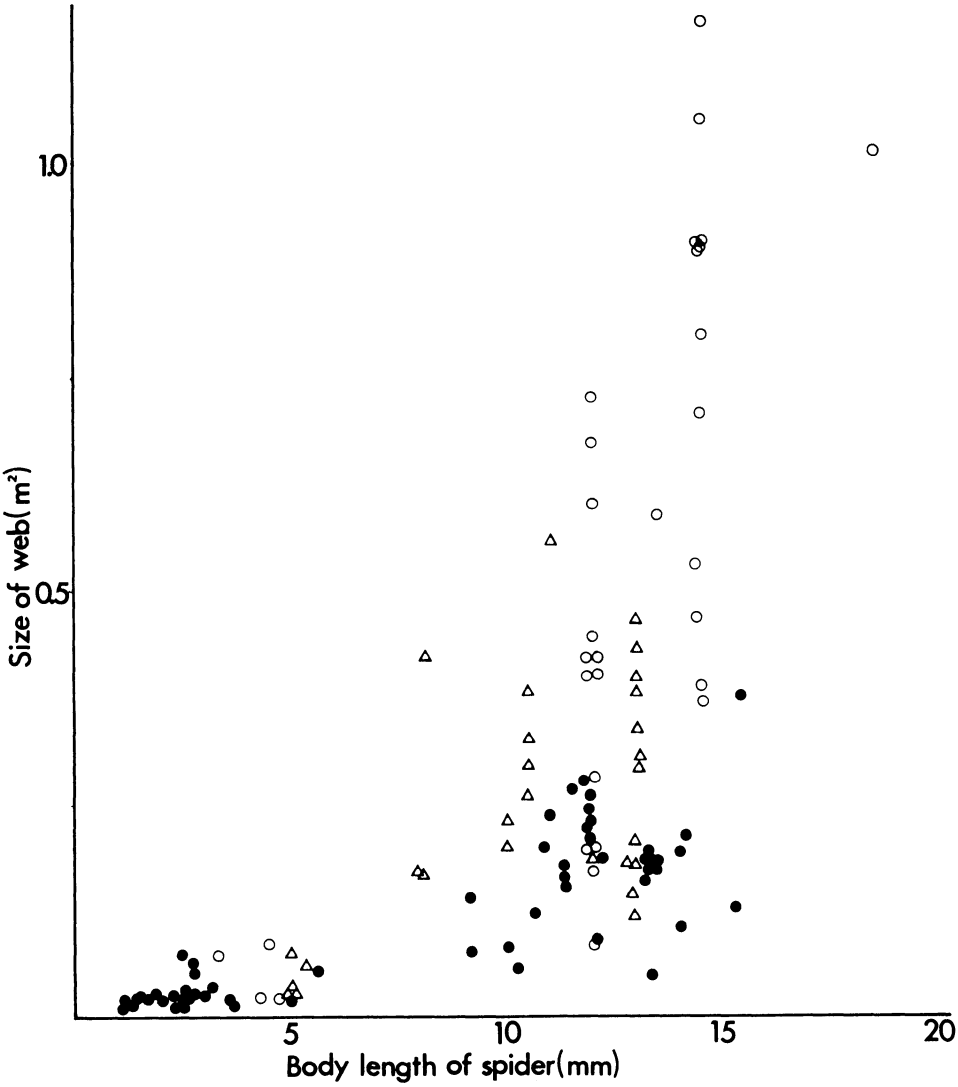

Fig. 5. Relation of the web size to the body length of spider. Open circles: *Meta kompirensis*, triangles: *Tetragnatha* spp., closed circles: *Leucauge magnifica*.

の違いが体長と関係しているかどうかを調べた (Fig. 4). この図から明らかなように，網を保持している延べ時間ともたないでいる延べ時間とは，オオシロカネグモでは体長範囲が一致しているものの，大きい方が網を持っている時間の多い傾向がみられる．いっぽうアシナガグモやタニマノドヨウグモでは，このような体長による差はほとんどみられない．

また，3種の体長と網の大きさとの関係は Fig. 5 のごとく，タニマノドヨウグモは体長に比しても

っとも大きな網をつくり，オオシロカネグモはもっとも小さな網をつくった（また同一種同一体長のものでも，網面積にはかなりの差があることがわかる）．

各種の分布

1．網をもっている個体の分布

今回の調査では，網があるのにクモがいないという例はなかったので，網数を数えることによって，各方形区の網をもっているクモの個体数を求めた．調査域内の網数は毎日あまり多くないので，16時と19時，さらに6～9日については4時40分にみられた網の数を，各種・各方形区ごとに，前期9日間・後期8日間で積算した (Fig. 6A)．

オオシロカネグモの網は，前期には，「川岸」ではｑ２・12・14に，「渓流上」ではｑ４・８に多く，「渓流上」のｑ５～７・９～11，とくにｑ６・10には張られていない．集中度指数 I_δ でみても，1.25 m ×1.25 m の方形区を単位とするとき，1.98とかなり集中していることを示している．

いっぽう後期には，ｑ５～７およびｑ９～11にテグスを張り渡したために，前期には造網しなかったｑ６・10にも造網するのがみられ，ｑ５・11の網数もかなり多くなった．集中性は前期よりやや減少し，I_δ の値も1.45と低い．

これに対してアシナガグモは，前期・後期ともにほぼ完全に「渓流上」にのみ造網し，とくにｑ７（前期にはｑ８も）に集中し，I_δ も前期3.81・後期3.74と高い．またアシナガグモの場合はテグスを張った影響は顕著でない．

タニマノドヨウグモの網も同様に「渓流上」にのみ分布し，とくにｑ７には全体の58％が集中して，I_δ も5.86と著しく高い．

また植物の被度による方形区の区分ごとに平均網数を前期についてみると (Table 1)，オオシロカネグモは被度の大きい方形区に多く，タニマノドヨウグモは被度の小さい方形区にかたより，アシナガグモは全体にまたがっていた．

各種の網分布の重なりの程度を，森下 (1959) の重なり度指数 ($C\delta$) で調べてみても (Table 2A)，オオシロカネグモとタニマノドヨウグモでは分布の重なりは少く，逆にアシナガグモとタニマノドヨウグモでは分布はかなりかさなっている．そしてオオシロカネグモとアシナガグモでは，前期・後期ともに，とくにどちらともいえぬ値を示している．

ここで，網をもっているも　平均体長を各方形区ごとにみてみると (Fig. 7)，オオシロカネグモでは差はあまりはっきりせず，「渓流上」と「川岸」との間にも有意差はない．これに対してほぼ「渓流上」だけに網を張っているアシナガグモの平均体長は，数が少ないため有意差はないものの，ｑ７でも

Table 1. Comparison of the number of webs per quadrate in relation to the coverage of quadrates.

Coverage	No. of quadrates	*Leucauge*	*Tetragnatha*	*Meta*
<25％	5	1.4	3.0	3.6
25 - 50％	4	12.0	0.3	1.0
>50％	7	13.8	2.7	0.3

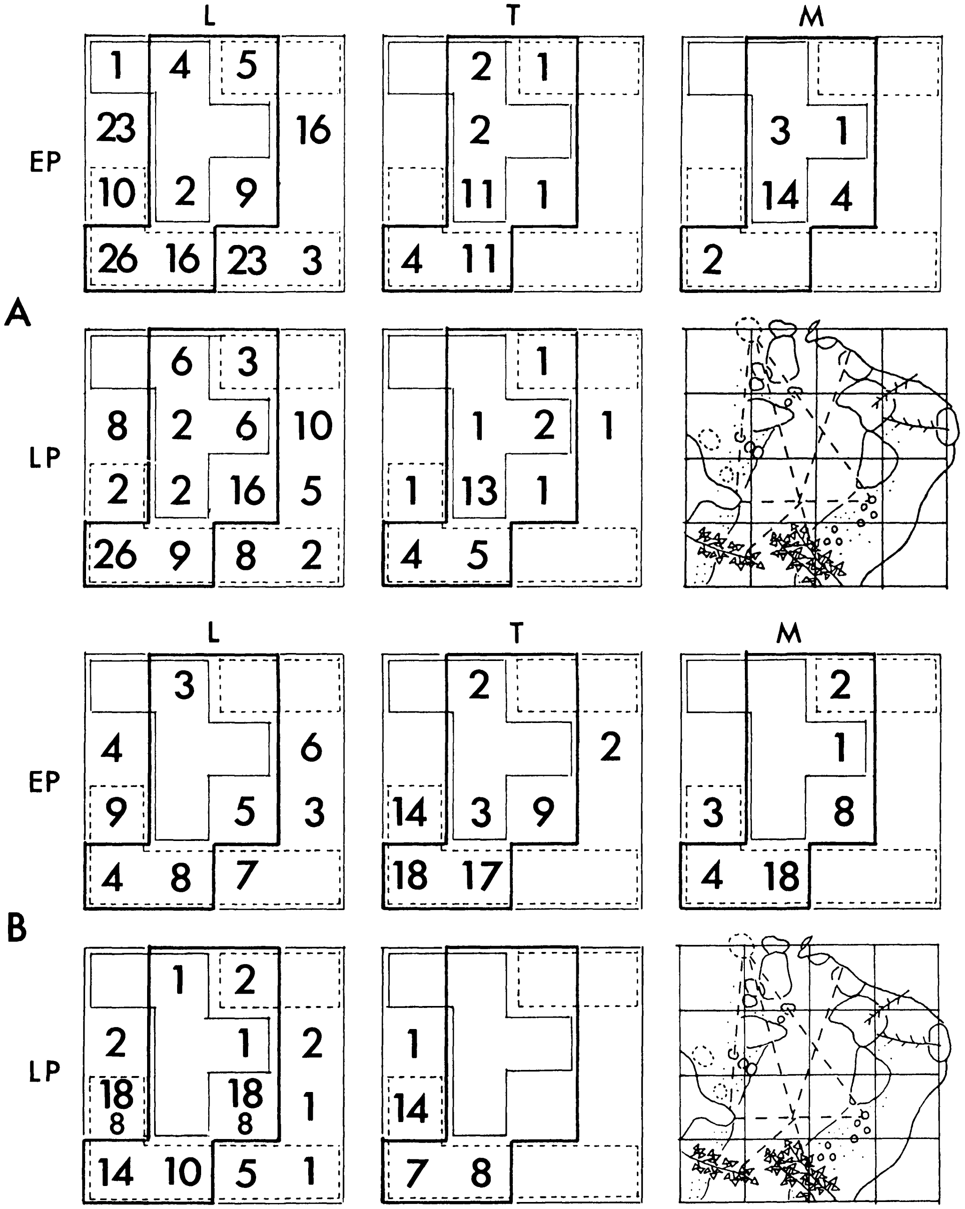

Fig. 6. Distribution of web owners (A) and resting spiders (B). Figures indicate the number of spiders in each quadrate. L: *Leucauge magnifica*, T: *Tetragnatha* spp., M: *Meta kompirensis*, EP: early period (August 3–11 th), LP: late period (August 14–21 th). Other symbols are same in Fig. 1.

Table 2. Degree of the overlap of the distributions between 2 species (A), between web owners and resting individuals (B), between preys (number of preys caught per web at each quadrate) and web owners (C). L: *Leucauge*, T: *Tetragnatha*, M: *Meta*, EP: early period, LP: late period. Figures show the values of overlap index C_δ (Morisita, 1959). Unit area: 1.25 m × 1.25 m.

			Combination of species		
			L-T	L-M	T-M
A	Overlap of the distributions of web owners between 2 spp.	EP	0.41	0.10	0.74
		LP	0.37	—	—
	Overlap of the distributions of resting individuals between 2 spp.	EP	0.86	0.71	0.92
		LP	0.98	—	—
			Leucauge	*Tetragnatha*	*Meta*
B	Overlap of the distributions between web owners and resting individuals of each sp.	EP	0.93	0.70	0.17
		LP	0.77	0.41	—
			Leucauge	*Tetragnatha*	*Meta*
C	Overlap of the distributions between preys caught by web and web owners	EP	0.17	0.76	0.89
		LP	0.15	0.94	—

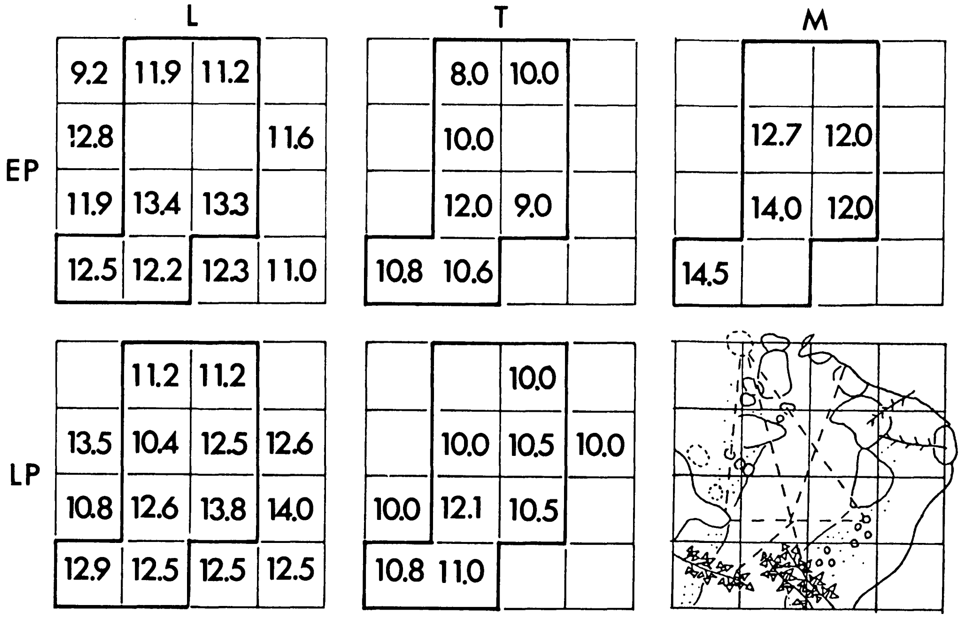

Fig. 7. Average body length of spiders in each quadrate (mm). Symbols are same in Fig. 6.

っとも大きい．タニマノドヨウグモはq 4とq 7で大きく，とくにq 7は大型の個体数も多い．

2. 網をもたない個体の分布

他個体の網へ侵入したり，あるいは糸をつたって移動したりしている網をもたない個体は，その動きが激しいために，分布と数とを同時に記載することができなかった．そこで葉の裏や糸に脚を伸してぶらさがり休息している個体についての分布で代用した (Fig. 6 B)． したがってこの数字は Fig. 2 に示した網をもっていない個体数よりも少なく，およそ70%にあたる．

オオシロカネグモは，前期にはq 3・8・12などに多く，分布はやや集中的（$I_\delta=1.74$）である．後期になると，導入地域であるq 3・11のほかq 4でも前期に比べて休息個体が増加し，集中性は高くなった（$I_\delta=2.55$. なお導入個体を除いた場合の I_δ は2.13)．

いっぽうアシナガグモは，前期・後期ともにq 3・4・8の3つの方形区に全体の75%以上が分布し，I_δ の値（前期2.92，後期3.62）からも明らかなように著しい集中性を示した．

タニマノドヨウグモもまた，q 8・11の2つの方形区に全体の69%が分布しているために，I_δ の値も4.16と高く，著しい集中性を示した．

3種がq 3～4・8・11に集中しているために，重なり度指数 (Cδ) でみても (Table 2A)，分布域はすべての組み合せでかなり重なっており，この点で網をもつものの分布とは著しく異なっている．

そこで各種ごとに，網の分布と休息している個体の分布との重なり度を求めると (Table 2B)，オオシロカネグモでは前期・後期ともに両者の分布の重なりは大きいが，タニマノドヨウグモでは著しく小さく，アシナガグモではその中間の値となった．これは，タニマノドヨウグモがq 8のイタドリとq 11のアレチノギクをおもな休息場所として利用し，造網する際にはq 7に出てくること，いっぽうオオシロ

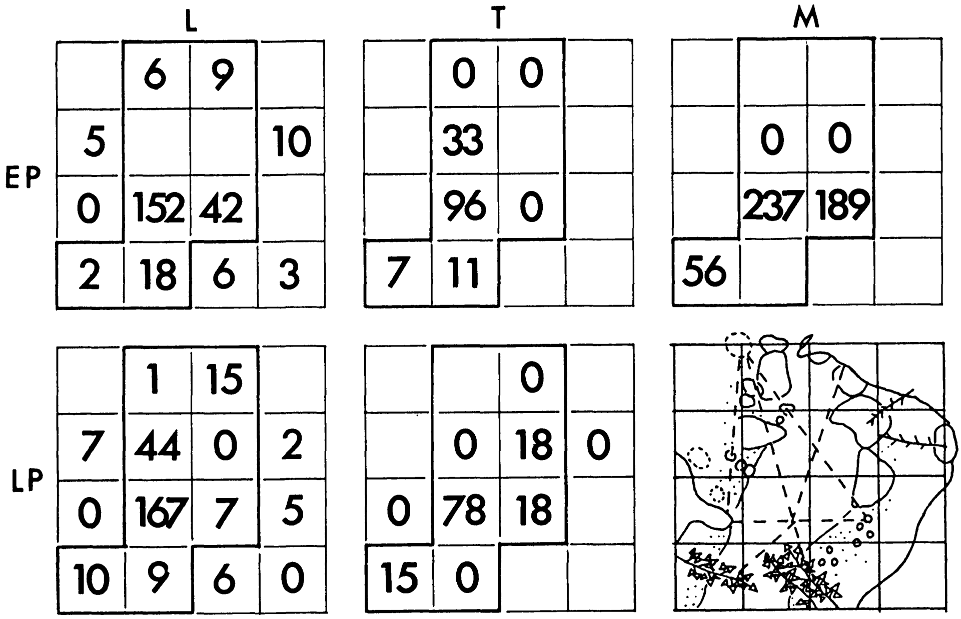

Fig. 8. Distribution of prey insects caught by the web in each quadrate. Figures indicate the number of preys per web per day. Symbols are same in Fig. 6.

カネグモは（とくに前期に顕著であるが）造網場所と同じ場所で休息すること，これに対してアシナガグモは，q3・8（前期にはq4も）をおもな休息場所として利用し，q7に進出して造網する点でタニマノドヨウグモと似てはいるが，q8など休息場所にも造網する点ではオオシロカネグモと同様の傾向を示すこと，の反映と考えられる。

3. 網にかかった餌の分布

各個体ごとに，1日のうちで網を保持している時間とその間に網にかかった餌数を調べ，各種について各方形区ごとに集計して，1日あたり1網あたりの餌数を求めた (Fig. 8)*.

オオシロカネグモの網は，先にのべたように「川岸」にも「渓流上」にも存在するが，前期・後期ともに前者ではあまり餌がかからず，後者とくにq7ではよく餌がかかっていた．またテグスを張り渡した後期にはじめて造網したq6でも，その値の大きいことが注目される．いっぽうタニマノドヨウグモとアシナガグモは，造網場所がほぼ「渓流上」に限られているが，q7でもっとも多く餌がかかっている点でオオシロカネグモの場合と共通している．

そこで，これと網の分布との関係を C_δ を使ってみてみると (Table 2C)，タニマノドヨウグモ・アシナガグモの場合には，造網の多い場所では餌のかかる量が多い傾向にあるが，逆にオオシロカネグモの場合には，造網の多い場所では餌のかかる量は逆に少ない傾向にあることがわかる．

個体間干渉

1. 結果からみた干渉の類別

3種のクモの間では，種内・種間をとわず他個体の網への侵入がしばしばおこり，さまざまな干渉がひきおこされる．これらの干渉を，侵入者の立場から失敗と成功に分けて，分類してみた．

A．侵入の失敗　逆にいえば網の持ち主によって侵入者が網の外へ追い返される場合で，次の3つの場合にわけた．① ゆさぶりによる場合，② 追跡による場合，③ つかみ合いによる場合．なお侵入者が網の外へ追い返されるまでに，網を一部破壊したり餌を盗み食いした場合は，侵入の目的を果したと考え，この類型には含めないことにする．

B．侵入の成功　次の3つに区分した．

B 1．侵入者が網の持ち主を追い出す場合で次の3つに小区分した．① ゆさぶりによる場合，② 突進による場合，③ 侵入者が網に入るとすぐに持ち主が逃げる場合．なおつかみ合いがおこった場合は必ず侵入者が追い出され，持ち主が追い出された例はなかった．また，網が破壊された結果持ち主が逃げる場合はこの類型には含めず，次の類型に含めた．

B 2．侵入者が網を破壊する場合，これは，(1) 完全に破壊する場合，② 部分的に破壊する場合，の2つに分けた．①の場合は侵入者がそのあとに自分の網を張る．②では侵入者が持ち主に追われることが多い．

C．盗み食い　侵入者が網にかかっている餌を盗み食いする場合である．

2. 体の大きさと個体間干渉

網への侵入頻度や干渉の様相は，侵入者と網の持ち主との相対的な大きさによって異なっている可能

---

* 今回の調査では餌昆虫の個々についての種名までの同定は困難であったので科・目などにまとめ，体長だけは全て記録した．網にかかる餌は体長 2 mm 前後のユスリカが圧倒的に多い．そこで大型の餌についてはユスリカの平均乾重量で割って，ユスリカの数に換算して表示している．

Table 3. Frequency of various kinds of interferences between intruder and web owner after intrusion. A: driving away of intruder by web owner, B: occupation of web by intruder, C: partial destruction of web by intruder, D: complete destruction of web by intruder, E: steal of prey by intruder in owner's web. T-L shows *Tetragnatha* intrudes into *Leucauge*.

Combination of species	Intruder < Web owner						Intruder > Web owner						grand total
	A	B	C	D	E	Total	A	B	C	D	E	Total	
L-L	32	3	1	0	0	36	6	5	1	1	1	14	50
T-L	40	0	0	0	2	42	6	2	0	0	1	9	51
M-L	3	0	0	1	0	4	1	1	0	4	0	6	10
Total	75	3	1	1	2	82	13	8	1	5	2	29	111
T-T	7	1	0	0	3	11	2	7	0	1	2	12	23
L-T	0	1	0	0	1	2	2	2	1	2	0	7	9
M-T	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	2	2
Total	7	2	0	0	4	13	4	9	1	5	2	21	34
M-M	8	0	5	0	0	13	2	1	0	0	0	3	16
T-M	6	0	1	0	5	12	0	0	0	1	0	1	13
L-M	2	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	2
Total	16	0	6	0	5	27	2	1	0	1	0	4	31
grand total	98	5	7	1	11	122	20	19	2	11	5	54	176

性がある．そこで侵入者と網の持ち主の体長の大小で2つの場合に分け，それぞれの干渉のみられる頻度を求めると (Table 3)，次のようなことが明白になった．

持ち主が侵入者より大きい場合は，どのような組み合せにおいても侵入者が追い出される場合が圧倒的に多く，以下盗み食い，網の部分的破壊とつづき，持ち主が追い出される場合は極めて少なかった．

Table 4. Dominance and subordinate relationship among species. A: intruder destructs owner's web completely, or occupies owner's web, B: Intruder is drived away by owner, or escape from the web after partial destruction of web. *Meta* is most dominant, and *Tetragnatha* is most subordinate. Average body length of *Meta, Leucauge, Tetragnatha* is 14.3 mm, 12.0 mm, 9.9 mm respectively. M-L shows *Meta* intrudes into *Leucauge*.

Combination of species	Frequency		Dominant species
	A	B	
M-L	10	5	*Meta*
L-M	0	2	*Meta*
M-T	2	0	*Meta*
T-M	2	16	*Meta*
L-T	5	3	*Leucauge*
T-L	5	43	*Leucauge*

逆に侵入者が持ち主より大きい場合は，全体としてみると，侵入者が追い出される場合と持ち主が追い出される場合がほぼ同数おこっており，次いで網の完全破壊が多い．

また，持ち主がオオシロカネグモの場合は，持ち主がアシナガグモの場合にくらべて，持ち主の強い傾向が存在するようである．しかし一般的にいえば，侵入に成功するか失敗するかは体長の大小で決定された．したがって，3種の優劣関係をみると (Table 4)，3種の平均体長に対応して，タニマノドヨウグモ・オオシロカネグモ・アシナガグモの順になった．

3. 干渉のおこる場所

次に種内・種間の干渉がどこでおこっているかを，方形区ごとにみた (Fig. 9).

前期については，オオシロカネグモの網への侵入は，侵入者の種を問わず，おもに「溪流上」でみられ，「川岸」の網への侵入はほとんどなかった．すでに述べたように，オオシロカネグモは「溪流上」にも「川岸」にも多数造網しているから，「川岸」で侵入者が少いのは侵入者の側の問題であって，そのことは Fig. 9B にかいた網あたりの頻度でみるとはっきりする．アシナガグモ・タニマノドヨウグモは「溪流上」で造網するから，これら2種のオオシロカネグモの網への侵入が「溪流上」で多いのは

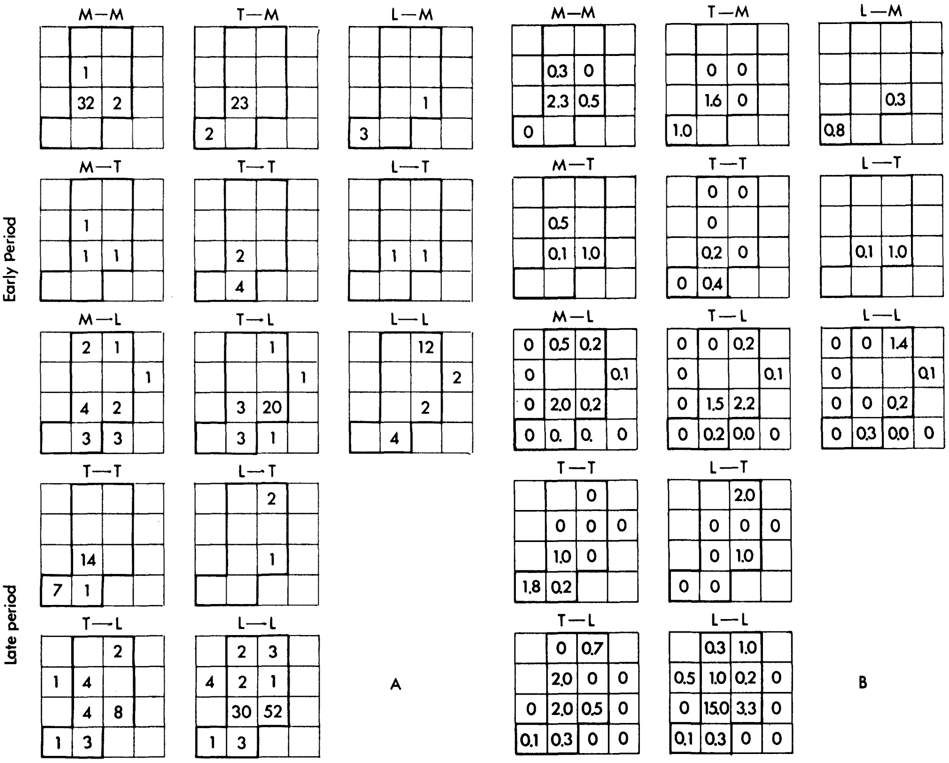

Fig. 9. Frequency of interferences in each quadrate. A: number of interferences in each quadrate, B: number of interfernces per web in each quadrate. T-M shows that T intruded into the web of M. M: *Meta kompirensis,* T: *Tetragnatha* spp., L: *Leucauge magnifica.*

当然であろう．これに対してオオシロカネグモは両地域に造網するから，アシナガグモ・タニマノドヨウグモと同じ理由で説明するわけにはいかない．オオシロカネグモの種内干渉が「溪流上」で多いのは，この地域に放浪個体が多いためとも考えられるが，先に述べたように放浪個体の分布がわからないのにその是非を論じることはできない．

いっぽうタニマノドヨウグモとアシナガグモの網への侵入も，そのほとんどは「溪流上」でおこった．しかしこのほうは，両種が殆んど「溪流上」にのみ造網することからの必然的帰結である．

つぎに，14～15日にオオシロカネグモを導入したときの状況を述べる．14日の導入直前（11時）には，網を持っているオオシロカネグモは7匹であったが，10匹導入の結果16時には，3個体が導入個体に網を奪われ（q 2・7・11），そのうち2個体は調査地外へ移出した．なお導入した1個体はq 8に新たに造網した．翌15日の11時には，前日の19時に網をもっていた8匹はそのままの位置に網をかまえ，そのほか前日に網を奪われた3匹のうち2匹が新たにq 4に造網して，計10匹が網をもっていた．この直後にさらに10匹を導入したところ，今回は他の網を奪ったものはなく，2匹が自分でq 10・12に網をつくった．網数は結局導入直前の7から5つふえて12になった．干渉は持ち主の追い出しのほかにも頻繁におこっており，後期8日間におきた干渉の44％が14・15両日におこった．干渉はおもにq 7と導入場所の一つであるq 11でおこっており（76％がこの2方形区でおこった），もう一つの導入場所であるq 3では干渉はおこらなかった．15日の調査は19時25分に打ち切ったが，次の日の午後には網をもつものが3個体と激減していることからみて，その間に激しい干渉がおこったと推測される．

後期には，オオシロカネグモ—オオシロカネグモおよびアシナガグモ—オオシロカネグモの干渉は，前期と同様，おもに「溪流上」でおこった．オオシロカネグモ—オオシロカネグモの干渉はq 11・7で多く，網あたり頻度はq 7で異常に高い．アシナガグモ—オオシロカネグモの干渉はq 11で多いが，網あたり頻度はむしろq 6・7で高い．アシナガグモ—アシナガグモの干渉はq 4・7に集中しており，網あたり頻度も高い．

なお以上全体を通覧して，q 7での侵入がとくに多かった．

各種の網分布を決定する要因

各種の分布の項で述べたように，オオシロカネグモは「川岸」と「溪流上」の双方に多数造網しており，アシナガグモ・タニマノドヨウグモは「溪流上」に集中している．また植物の被度との関連でいうと，オオシロカネグモは被度の大きい方形区にかたよって造網し，タニマノドヨウグモは逆に小さい方形区にかたよって造網している．3種の網の大きさは，すでに述べたように，タニマノドヨウグモ・アシナガグモ・オオシロカネグモの順に小さくなるから，植物の被度の大小と関係した網所持数の違いは，網を張るための空間の大きさと関連しているといえるであろう．また，「溪流上」には被度の小さい方形区が，「川岸」には被度の大きい方形区が多いことも，網の大きいタニマノドヨウグモ・アシナガグモが「溪流上」にのみ造網していることと関連している．ただし，「川岸」の被度の小さい方形区にタニマノドヨウグモ・アシナガグモが造網していないことは，両種が造網する際に，下に水面があることが必要であることを示している．

同じ生息場所に数種の造網性のクモが生息している場合，種によって造網の高さや場所が異なることは，Duffy (1962・1966)，本田 (1969)，Enders (1974) らによって指摘されており，その原因の一つとして各種が利用する足場の違うことが断片的に述べられている．しかしそれが，各種の網の大きさと関連しているという記述はほとんどみられない．各種の造網場所の違いが網の大きさの違いによるとすると，種内で考えても，大きな網をつくる大型の個体は小さな網をつくる小型の個体が造網できない広

い空間にも造網できるはずである．この点について ENDERS (1973) は，コガネグモの一種 *Argiope aurantia* では，幼体は林の内部に成体は林縁部に多いと述べ，その原因として風に対する低抗性の違いとともに，成体が植物の密生した林内は造網空間が小さいために造網しにくいことをあげている．

それでは，タニマノドヨウグモ・アシナガグモ・オオシロカネグモの場合はどうであろうか．いま前期のオオシロカネグモの網所持個体について，被度の異なる方形区ごとの平均体長を求めると，被度の小さい方形区での平均体長は 11.3 mm であって，被度の大きい方形区の 12.4 mm および中ぐらいの方形区の 12.2 mm よりむしろやや小さい傾向がみられ，種間で得られた傾向とは逆になっている．

このことは，オオシロカネグモが被度の小さい方形区では体長に比してより大きな網を張り，被度の大きい方形区ではより小さな網を張ることを示しているのであろうか．すべての方形区について網の大きさを測定しているわけではないので，この点を直接に論じることはできない．

しかしオオシロカネグモの造網方法をみると，被度の小さい方形区では，タニマノドヨウグモの網のワク糸や日中にも残されている糸を足場として利用しているのが目についた．そこで，被度の異なる方形区で造網足場が異なるかどうかを調べてみると (Table 5)，他個体の網や糸を造網足場に使っている割合は被度の小さい方形区で高く，被度の大きい方形区では低い．したがって小型の個体が，被度の小さい（本来の足場の少い）方形区に全く造網できないわけではなく，他個体の網や糸を足場として利用することによって，網の大きさを必ずしも変えなくとも，造網できる．

また，アシナガグモではこの傾向はいっそう明瞭で，被度の小さい方形区と大きい方形区で平均体長に差はないが，前者では他個体の網や糸を利用して造網していることが明白である．なお，タニマノドヨウグモの造網は殆んど全てが他個体の網や糸を利用してなされている．

後期の造網条件は，「渓流上」にテグスを張り渡したために，前期のそれとはかなり異なっている．造網足場をみると，前期のオオシロカネグモでは，植物のみ84%，網・糸使用16%であったのに対して，後期のそれは，植物のみ65%，網・糸使用2%とともに減少し，テグス使用が33%に達している．

オオシロカネグモの場合，テグスを足場とした造網は「渓流上」のq 5～7・9～11の6方形区でみられたので，これらを他の方形区と区別し，これら2つのグループをさらに被度の大小で小区分して，方形区あたりの平均網数をそれに対応する前期の値と比較した (Table 6)．これをみると，テグスを足場としている方形区では被度50%以下では網数が前期よりふえているのに対して，テグスを足場としていない方形区では網数は前期より減少しているのがわかる．なお，被度の高い方形区での網数が前期より減少しているが，これがどんな原因によるのか不明である．

Table 5. Comparison of the scaffholds used by spiders among quadrates with various degree of coverage. A: number of webs using only plants for scaffholds, B: number of webs using web or/and thread of other individuals for scaffholds. Figures in bracket show the percent of B. L: *Leucauge*, T: *Tetragnatha*, M: *Meta*.

Coverage of quadrate	Number of quadrates	L		T		M	
		A	B (%)	A	B (%)	A	B (%)
<25%	5	2	6 (75)	0	13 (100)	0	16 (100)
25 - 50%	4	34	7 (17)	0	1 (100)	1	3 (75)
>50%	7	64	6 (8)	6	9 (60)	0	2 (100)
Total	16	100	19 (16)	6	23 (79)	1	21 (96)

Table 6. Differences of the number of webs between early period and late period at the quadrates where spiders didn't use guts and at the quadrates where spiders used guts for scaffholds.

Coverage		Guts were not used			Guts were used		
		Number of quadrates	Early period	Late period	Number of quadrates	Early period	Late period
	<25%	1	0.8	0	4	1.6	4.0
L	25 - 50%	3	10.4	8.3	1	9.0	16.0
	>50%	6	10.4	5.3	1	8.0	3.0
	<25%	—	—	—	4	3.8	4.0
T	25 - 50%	—	—	—	1	1.0	1.0
	>50%	2	7.5	4.5	1	1.0	1.0

いっぽうアシナガグモの造網足場は，前期は植物のみ19%，網・糸利用81%であったのに対して，後期は植物のみ利用は23%と前期とあまり変らず，網・糸利用は3%と激減し，かわりにテグス利用が74%となっている．アシナガグモは「川岸」にはほとんど網を張っていないので，「溪流上」の方形区についてだけ，オオシロカネグモの場合と同じ方法で前期・後期の網数を比較すると，テグスを足場としている方形区では，被度の大小にかかわらず，前期・後期の網数がほぼ等しい．

後期にはタニマノドヨウグモが姿を消しているから，他の2種はこの種の網・糸を足場にするわけにはいかない．したがって，もしテグスを張らなかったら，オオシロカネグモ・アシナガグモのq5～7・9～11での造網数は，実際よりも少くなっていたかも知れない．

さてq7では，タニマノドヨウグモ・アシナガグモの網数がとくに多い．これは両種にとってq7の造網条件がとくによいためであろうか．q7でのタニマノドヨウグモの造網は，右岸の低木，q7～8のイタドリ，左岸のアレチノギク・クズ，それに互いの網のワク糸などを足場として行なわれている．q7には足場となる植物は全く生えていないけれども，他の2種に比べてかなり大きな網をつくるこの種にとっては，三方を植物で囲まれているq7は存外造網に好都合な場所であると考えられる．いっぽうアシナガグモは，前期にはq7では植物よりもタニマノドヨウグモの網・糸（とくに日中残っている数本の糸）を利用して造網することが多かった．アシナガグモはタニマノドヨウグモより小さな網をつくるので，この種にとってq7は，後者の糸やテグスによってはじめて造網条件がよくなった場所と思われる．

しかし，これら2種のq7への集中はこの場所の造網条件のよさだけによるものであろうか．注目すべきことは，q7では両種の網にともに餌がよくかかっていることである．TURNBULL (1964) はオオヒメグモ *Achaearanea tepidariorum* について，造網しても餌がかからない場合には網を放棄して移動し，餌となる昆虫の多い場所に再造網することを報告している．各種について，網にかかる餌の豊富さと滞在時間とを比較すると (Table 7)，オオシロカネグモ・アシナガグモの2種では，餌の少い方が滞在時間の短い傾向がある．このことから，これら2種は餌があまりかからない場合，調査地外へ移出することが示唆される．したがってq7へのアシナガグモの集中は，造網条件の良さに加えて餌の豊富さのためでもあると考えることができる．これに対してオオシロカネグモは，アシナガグモより網が小さく，他のクモの網・糸を利用して造網する習性もないために，餌となる昆虫は多いが足場の少ないq7には造網しにくいのではないかと思われる．いっぽうタニマノドヨウグモで

Table 7. Differences of staying time in study area (days per individual) in relation to the number of preys caught by web (number of preys per web per day).

Species	Number of preys per web	Number of spiders	Staying time in days
Leucauge	0 - 3	26	1.88
	3 - 10	11	5.33
	10	16	4.05
Tetragnatha	0 - 3	25	1.05
	3 - 10	2	1.28
	10	9	3.51
Meta	0 - 100	2	8.00
	100	2	4.00

は，どの場所であっても網を張った個体はすべてかなり多くの餌を得ている．したがってタニマノドヨウグモのｑ７への集中は，餌の豊富さと関係ないと考えられるが，個体数が少ないので結論を下せない．

次に，網分布に対して個体間干渉がどのように関与しているか考えてみた．先に述べたように，「溪流上」では個体間干渉が頻繁におこっている．干渉によって網が完全に破壊されたり他種に網を奪われたりすれば，網数は減少し，その結果網分布が変化する．前期を例にとると，オオシロカネグモはｑ５・８・11～12・14で，アシナガグモはｑ６～７・11で，タニマノドヨウグモはｑ７・11で，網の破

Tbale 8. Behavior of intruder after driving away by web owner. Figures show frequency of behaviors. A: Weaving, B: Driving away by web owner after intrusion into another web, C: Occupation of another web, D: Disappearance from study area, E: Others. Figure in bracket shows number of individuals wove at the same place drived away by web owner with in two days.

Combination of species	A			B	C	D	E	Total
	In a day	In 2 days	More than 3 days					
M-M			2		2	4	1	9
T-M						6		6
L-M								
M-T								
T-T	1 (1)					5	1	7
L-T				2	1			3
M-L	5							5
T-L	9		8			32		49
L-T	9	8	2		3	3		25
Total	24 (1)	8	12	2	6	50	2	104
%		42.3		1.9	5.8	48.1	1.9	

壊や他種による網ののっとりを受けており，網数が減少している．このようにして追い出された個体のうち，約半数は再造網せずに次の日までに調査地から消失し，残りは次の日までに以前に造網していた場所またはその近傍に再造網した．

以上は，すでに造網している個体が網から追い出されるというかたちのものであるが，すでに述べた侵入を試みて失敗するというかたちの干渉は網分布を変化させないだろうか．侵入を試みて持ち主に追い返された侵入者のその後の行動をみると，造網したものが多く，そのうちで次の日までに造網したものが約80%となっている (Table 8)．次の日までに造網したもののうち，侵入した網のある方形区と同じ方形区に造網したものは6％にすぎず，大部分は別な方形区に造網している．このことは，持ち主による侵入者の追い返しが網分布の集中性を減少させることを示すものであろう．また，侵入したもののうち約5割は調査地から姿を消しており，干渉が網をもたない個体の移動を促進していることを示唆している．

共存状態での餌獲得

共存状態において，各種は生活に必要なだけの餌量を獲得しているだろうか．3種のうちオオシロカネグモについては，成メスの体重維持のための餌量は1日にほぼ 3～10 cal であることがわかっている（吉田，未発表）．網にかかる餌の平均乾重は 0.35 mg/匹であり，Edgar (1971) の数値によって換算すると 1.63 cal/匹になるから，上記のためには1日2～6匹の餌が必要ということになる．したがってオオシロカネグモが体重を維持するためには，前期を例にとると，餌の多い q 7 では0.013～0.039日すなわち0.3～0.9時間だけ網を張っていればよいが，q 4 では1日中網を張っていても必要な餌をかろうじて獲得できるか，あるいは全く不可能ということになる．すなわち餌が非常に多い場所では，干渉などによって1日あたりの網保持時間がかなり減少させられたとしても餌は十分獲得できるが，餌の少い場所では，干渉などによる網保持時間の短縮は直ちに餌獲得を困難にする原因となり，またいっそう少しの餌しか獲得できない場所では，干渉の存在はもはや関係しえないこととなる．

いま「川岸」と「渓流上」で網をもっている個体が平均何日間網を保持しているか調べると，「川岸」2.8日，「渓流上」2.1日と「川岸」の方がやや長い．侵入者による網ののっとりや網の完全破壊の89%は「渓流上」でおこっており，q 7・11では全体の48%ととくに集中的におこっている．これらの干渉は，網の持ち主を追い出すことによって，「渓流上」の平均網保持時間を短縮している．ただし，先に述べたように，オオシロカネグモは餌がかからない場合網を放棄して早期に移動する傾向があり，そのことはおもに餌の少い「川岸」の網保持時間を短縮する原因となっている．そこで，全く餌のかからなかった網を除いて網をもっている個体の平均網保持時間を調べると，「川岸」3.4日，「渓流上」2.0日となり，「渓流上」における干渉が網保持時間をかなり短縮していることがわかる．

完全破壊やのっとりを受けた網がそれ以前にどれぐらいの餌をとらえていたか調べてみると，全く餌がかからなかった網は少く，1日20匹以上の餌がかかった網が42%もあった．平均でも1日43.6匹の餌がかかっており，このような網では1日1.1～3.3時間網を保持できれば十分やっていけることになる．

このように「渓流上」では干渉によって網をもっている個体が頻繁に入れかわっているが，網にかかる餌が多いために必要なだけの餌を獲得している (Table 9)．

いっぽう「川岸」では網にかかる餌が少いが，網をもっている個体は「渓流上」よりも長時間網を保持することによって必要なだけの餌をほぼ獲得している．

次にアシナガグモについてであるが，この種がもっぱら「渓流上」のみに分布している理由は何であ

Table 9. Number of preys caught by web (no. of preys per web per day) at "above stream" and "bank".

	"Bank"	"Above stream"		
	Leucauge	*Leucauge*	*Tetragnatha*	*Meta*
Early period	4.0	38.1	26.1	128.4
Late period	3.3	31.6	18.4	—

ろうか．アシナガグモとオオシロカネグモがともに造網している「溪流上」での１日・１網あたりの餌数を比べると，アシナガグモのものはオオシロカネグモのものの３分の２程度にすぎない (Table 9). オオシロカネグモの網に関する限り，「川岸」は「溪流上」の約10分の１しか餌がかからない．この比率がアシナガグモにもあてはまるとすれば，「川岸」に造網したアシナガグモは，たとえ一日中網を保持できたとしても，そこではいちじるしく少量の餌しか獲得できないことになる．これが「溪流上」への集中の原因になっているのではなかろうか．

しかし，「溪流上」においては干渉はいちじるしく多く，かつ，この場合アシナガグモはもっとも劣位である．この種は「溪流上」に造網しているにもかかわらず，「川岸」と「溪流上」の双方に造網しているオオシロカネグモより餌獲得数は少い (Table 10). これは，アシナガグモの網にかかる餌が他種に比べて少いためと，網をもっている個体の平均網保持時間が 0.5 日と短く網をもっていない時間が長いためである．網保持時間が短い原因の一つが干渉にあることは疑いない．ただし，アシナガグモの体重はオオシロカネグモの２分の１ないし３分の１程度であるから，この程度の餌量でも十分体重の維持はできるであろう．アシナガグモは優位種であるタニマノドヨウグモが集中している q 7 によく網を張ってあり，網を破壊されることも多いが，餌条件が非常に良いために，この場所に留まって必要な量の餌を獲得しているのだと考えられる．

餌の盗み食い行動がこの種でとくに多くみられるのも重要な意味をもっている．盗み食いの53%は餌の多い q 7 でしかも早朝におこっている．極端な例では，早朝タニマノドヨウグモが網をたたんで休息場所に引きあげる直前にその網にアシナガグモが侵入し，約20匹の餌を盗み食いしたこともある．この場合，タニマノドヨウグモはすでに 100 匹以上の餌を食べて飽食していたためか動きが鈍く，侵入したアシナガグモを追い払おうともしなかった．アシナガグモの盗み食い行動はかなり広汎にみられ，筆者

Table 10. Staying time in study area (days per individual: A), web-keeping time (days per individual: B), ratio of B per A (%: C), number of preys caught by spider (no. per individual per day: D). * Spiders who did not weave are excluded.

	L	T	M	*Leucauge**	
				"Above stream"	"Bank"
A. Staying time	2.6	1.6	5.0	3.5	3.2
B. Weaving time	1.6	0.5	1.7	2.1	2.5
C. B per A (%)	63	32	33	62	77
D. Number of preys	6.3	4.7	62.0	15.9	4.0

Table 11. Number of preys caught by spider in relation to body length. BL: Body length, NS: Number of spiders, NP: Number of preys per spider.

Leucauge			*Tetragnatha*			*Meta*		
BL(mm)	NS	NP	BL(mm)	NS	NP	BL(mm)	NS	NP
6 - 10	1	0	6	4	1.9	11 - 12	2	50.6
10 - 13	30	6.4	6 - 10	25	4.3	14 - 15	2	135.6
13	20	13.0	10	8	9.6			

はタニマノドヨウグモ・オオシロカネグモ以外にも，オニグモ・ズグロオニグモ・ジョロウグモ・クサグモの網でこの行動を観察したことがある．

タニマノドヨウグモの網は他の2種の網よりもはるかに多くの餌がかかっており (Table 10)，かつこの種は干渉においてもっとも優位であるために他種によって網を追い出されることはなく，その結果もっとも多くの餌を得ている．タニマノドヨウグモの体重はオオシロカネグモの1～1.5倍程度であるから，少くとも体重の維持に必要な餌量を獲得していると思われる．

先に述べたように，アシナガグモ・タニマノドヨウグモの2種では，q 7に造網する個体は大型のものが多い．またタニマノドヨウグモでは小型の個体は大型・中型の個体が造網したあとで造網する．小型の個体はq 7での造網を試みるのだが，大型・中型の個体に追われてなかなか造網できず，q 7以外の方形区に造網することが多かった．3種ともに大型の個体ほど多くの餌を得ており (Table 11)，大型の個体ほど餌獲得に有利であることは疑いない．しかし，これまで述べてきたように餌がかなり多い場所では，干渉がいくら激しくとも餌が優位種（または優位な個体）によって独占されておらず，従ってそこでかなりの餌が獲得できれば，劣位種（または劣位な個体）も優位種（または優位な個体）と一諸に共存できることになる．

安部 (1971) も述べているように，〝(生態のよく似た複数の種が) 共存している場合に生活に必要な資源（空間と食物）をいかなる形で獲得するかという資源分配の機構は，必ずしも十分に取り扱われていない.〟 さらに，その場合必要な餌量を十分に得ているかどうかについての調査はほとんどない．ただ JOHNSON & HABBEL (1974) が，さまざまな濃度のシロップを入れた皿をいくつか並べて，飛来する数種のハリナシバチの数と干渉の頻度を記録し，高濃度の皿は飛来数・干渉数ともに多いと述べていることは注目に値する．また，高濃度のシロップを入れた皿は優位種に独占されることが多いが劣位種が入りこんで優位種と共存している場合もあり，グラフから値を読みとって計算してみると，劣位な2種は高濃度のシロップの入っている皿で優位種の干渉を受けながら共存している方が低濃度のシロップの皿で単独で摂食している場合よりも，多量のシロップを得ているのであって，この点では今回のクモの場合と全く同じである．

今回の報告は各種の生活史の特定の時点での種間・種内関係について触れたに過ぎない．共存状態で，各種が十分な量の餌を獲得しているかどうかといった観点は，いままでにはみられなかったものであって，従来の野外の種間関係についての報告は，この観点から再吟味されなければならないと考えている．

引用文献

安部琢哉，1971．草地に生息する４種アリ間の食物分配について．I 食物とその採集行動．日生態会誌，**20** (6) : 219-230.

DUFFY, E., 1962. A population study of spiders in limestone grassland. The field layer fauna. *Oikos,* 13: 15-34.

———, 1966. Spider and habitat structure (Arach., Araneae). *Senckenberg. Biol.,* **47**: 45-49.

EDGAR,, W. D., 1971. Aspects of ecological energetics of wolf spider *Pardosa* (*Lycosa*) *lugubris*. *Oecologia,* **7**: 136-154.

ENDERS,, F., 1973. Selection of hibatat by the spider *Argiope aurantia* LUCAS (Araneidae). *Amer. Nat.,* **90**(1): 47-55.

———, 1974. Vertical stratification in orb-web spiders and a consideration of other methods of coexistence. *Ecology,* **55**: 317-328.

本田重義，1969．日本産造網性クモ類の群集型とその分布．日生態会誌，**9**(1): 27-35.

JOHNSON, L. K. & HUBBEL, S. P., 1974. Aggression and competition among stingless bees. Field studies. *Ecology,* **55**: 120-127.

MORISITA, M. 1959. Mesuring of interspecific association and similarity between communities. *Mem. Fac. Sci. Kyushu Univ.* Ser. E., **3**(1): 65-79.

NILSSON, N. A., 1963. Interaction between trout and char in Scandinabia. *Trans. Amer. Fish. Soc.,* **92**: 275-285.

TURNBULL, A.L., 1964. The search for prey by a web-building spider *Achaearanea tepidariorum* (C.L. KOCH) (Araneae, Theridiidae). *Can. Entomol.,* **96**: 568-579.